云 南 植 物 研 究　2006, 28 (5): 439～452
Acta Botanica Yunnanica

松科冷杉属植物的化石历史和现代分布[*]

向小果[1,2]，曹　明[3]，周浙昆[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明　650204；2 中国科学院研究生院，北京　100039；3 广西壮族自治区 中国科学院，广西植物研究所，广西 桂林　541006)

摘要：冷杉是北半球阴暗针叶林的优势种和建群种，现全世界共有52种1亚种12变种，在北半球形成南欧、北美和东亚三个分布中心，这三个地区也是冷杉属化石最丰富的地区。在垂直分布上，冷杉集中分布于1 000～2 000 m (15种) 和2 500～4 000 m (13种) 两个海拔地段。在中国，冷杉植物呈南北间断分布，集中分布在横断山地区。冷杉属的特有现象和孑遗分布现象都十分突出，有7个种呈孑遗分布。根据冷杉属的地史分布和现代分布的研究并结合最新的系统演化资料，本文推测冷杉属于白垩世中期起源于北半球的中高纬度地区，始新世以后，随着全球气候的变冷，逐步向南迁移，由于喜马拉雅山脉、阿尔卑斯山、落基山脉抬升及东亚季风气候的出现以及第四纪冰期的影响而形成了现代间断的分布格局。冷杉与银杉、金钱松等其它松科植物的形成模式十分相似。

关键词：冷杉属；地史分布；现代分布；起源；扩散
中图分类号：Q 941，Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700(2006)05-439-14

Fossil History and Modern Distribution of the Genus *Abies* (Pinaceae)

XIANG Xiao-Guo[1,2], CAO Ming[3], ZHOU Zhe-Kun[1**]
(1 *Laboratory of Biodiversity and Biogeography*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China;
2 *Graduated School of the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100039, China; 3 *Guangxi Institute of Botany*,
Guangxi Zhuangzu Autonomous Region Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: The plants of the genus *Abies* are dominant and key species in dark conifer forest in the Northern Hemisphere. There are 52 species, 1 subspecies and 12 varities of genus *Abies* in the world. The history and modern distribution of *Abies* were discussed at present paper. The genus has 3 modern distributional centers: South Europe, North America and East Asia. These areas are also rich in fossil records. The vertical distribution regions of *Abies* are from sea level to 4 700 m, concentrated in 1 000-2 000 m (15 species) and 2 500-4 000 m (13 species). In China, the genus distributes in 20 provinces, especially abundant in the Hengduan Mountians. Meanwhile endemic and relic phenomea are obvious in this genus. There are 7 relical species with both limited individuals and limited distributed regions. Based on the fossil records and the newest phylogenetic data, the following hypothesis was proposed: *Abies* originated from the mid- and high altitude of the Northern Hemisphere in the Middle Cretaceous and it was dispersed forward to the south area in the Eocene due to global climate cooler down. The distribution of *Abies* was deeply impacted by geological events such as upleft of Himalaya, Alps, Rocky Mountains, the occurrence of Aisan Monsoon as well as Quaternary glaciers. Finally the current distribution pattern appeared at the Quaternary. The genus *Abies* has similar fossil history and modern distribution pattern

---

[*] 基金项目：国家重点基础研究发展计划 (973) (2003CB415102)、国家自然科学基金项目 (30670159) 及吴征镒先生云南省突出贡献奖自选项目 (KIB-WU-2001-01) 资助

[**] 通讯联系人　Author for correspondence

收稿日期：2005-12-05，2006-03-10接受发表

作者简介：向小果 (1982-) 女，在读硕士研究生，主要从事生物地理学研究。

with *Cathaya* and *Pseudolarix*.

Key words: *Abies*；Fossil history；Modern distribution；Origin；Dispersal

冷杉属植物即真冷杉（true fir）约有 50 种（Fu 等，1999），是松科（Pinaceae）的第二大属。冷杉是北半球阴暗针叶林的优势种和建群种，现集中分布在北半球温带地区，少数种类分布在亚热带高山，海拔分布上限通常为该地区的树线。

冷杉植物是重要的森林资源；本属各种均可提取冷杉树脂，叶含干性油，木材色浅，无气味，结构细密材质轻软，是优良木材，可供房屋建筑、板材、家具、木纤维工业原料等用（中国科学院中国植物志编辑委员会，1978）。

冷杉属一直是植物学研究的重点，已有许多区域植物志和专著性的论著发表（Liu，1971；Chowdhury，1974；Callen，1976；Bean，1976；Scoggan，1979；中国科学院中国植物志编辑委员会，1978；Moore，1982；《四川植物志》编辑委员会，1983；浙江植物志编辑委员会，1986；中国科学院昆明植物研究所，1986；Packer，1985；Rushforth，1987；Stace，1991；《山西植物志》编辑委员会，1992；新疆植物志编辑委员会，1992；Hunt，1993；Fu 等，1999；向巧萍，2000；《湖南植物志》编辑委员会，2000）。研究冷杉的地史分布及现代分布，对于理解北半球植物区系的发展演变、生物多样性的保护以及冷杉属植物的系统演化及资源的合理利用开发都有一定的意义。

冷杉有丰富的化石历史，曾是第三纪北半球森林的主要成分，自最早的化石出现于西西伯利亚的晚白垩世地层（Kremp，1967）后，大量的孢粉化石和大化石在始新世及其以后的地层中被发现和报道（Krempt，1958；Ferguson，1967；Callen，1976；Liu，1971；Lakhanpal 等，1976；Mai，1997；Axelrod，1956，1991，1998；Li and Wu，1978；Wang，1992；Li and Liang，1981；Tao and Kong，1973；吴望始等，1964；宋之琛等，1964；刘牧灵，1990；宋之琛和刘金陵，1982；于振江和黄多成，1993）。刘棠瑞（1971）在《A Monography of the Genus *Abies*》中进行了整理；李楠（1993）以及向巧萍（2000）对冷杉的化石历史进行了讨论。但是这些研究均未结合冷杉的化石历史，对冷杉属中丰富的孑遗和特有现象做深入的讨论，对冷杉起源及现代分布格局形成的讨论也尚待深入。此后，又有新资料发表（Xu 等，2000；Robertson，2002；Velichevich and Mamakowa，2003；Sun and Wang，2005；周浙昆和 Momohara，2005）。

本文在前人研究的基础上，综合最新文献资料，统计了冷杉在各个植物地理区的分布以及各植物区之间的关系，讨论了冷杉植物的地史分布，分析了冷杉属的孑遗和特有现象，对冷杉属的起源时间、地点、扩散路线和现代分布格局成因等问题提出了自己的看法。

1　现代地理分布

1.1　冷杉在世界的分布

文献资料记载，冷杉植物有 39～55 种（Dallimore and Jackson，1966；Landry，1984；Farjon and Rushforth，1989；中国科学院中国植物志编辑委员会 1978；Hunt，1993；Fu 等，1999；傅立国等，2000；向巧萍，2000；Axelrod，1998；Ouden and Boom，1978；Rushforth，1987；Moore，1982；Stace，1991；Farjon，1998），通过查证和比较分析，现在全世界冷杉植物共 52 种 1 亚种 12 变种（附录），属北半球温带分布类型（Wu，1991），主要分布于亚洲、欧洲和北美，个别种类分布在非洲北部地区（图 1）。

北半球东部有冷杉植物 36 种 1 亚种 9 变种，东起非洲北部摩洛哥的 Tetuan（5°28′W，*A. pinsapo* var. *marocana*（Trabut）Ceballos et Bolanos），南起摩洛哥的 Altas 山脉（22°12′N，*A. pinsapo* Boissier），西至堪察加半岛（160°E，*A. sibirica* Ledeb.），北达西伯利亚（67°40′N，*A. sibirica*），这也是该属植物在北半球分布的最北界，其中分布地域最广的种是西伯利亚冷杉。西部有 16 种 3 变种，最东的种（*A. balsemea*（Linnaeus）Miller）分布在加拿大纽芬兰（53°30′W），最南的种（*A. guatemalensis* Rehd.）分布在危地马拉西部海岸（14°19′W），这也是该属植物在北半球分布最南的种，最西的种（*A. lasiocarpa*（Hook.）Nuto.）分布在阿拉斯加 Cooper River（145°W），最北的种（*A. lasiocarpa*）分布在加拿大育空地区中部（64°30′N），其中分布地域最广的是 *A. balsemea* 和 *A. lasiocarpa*。

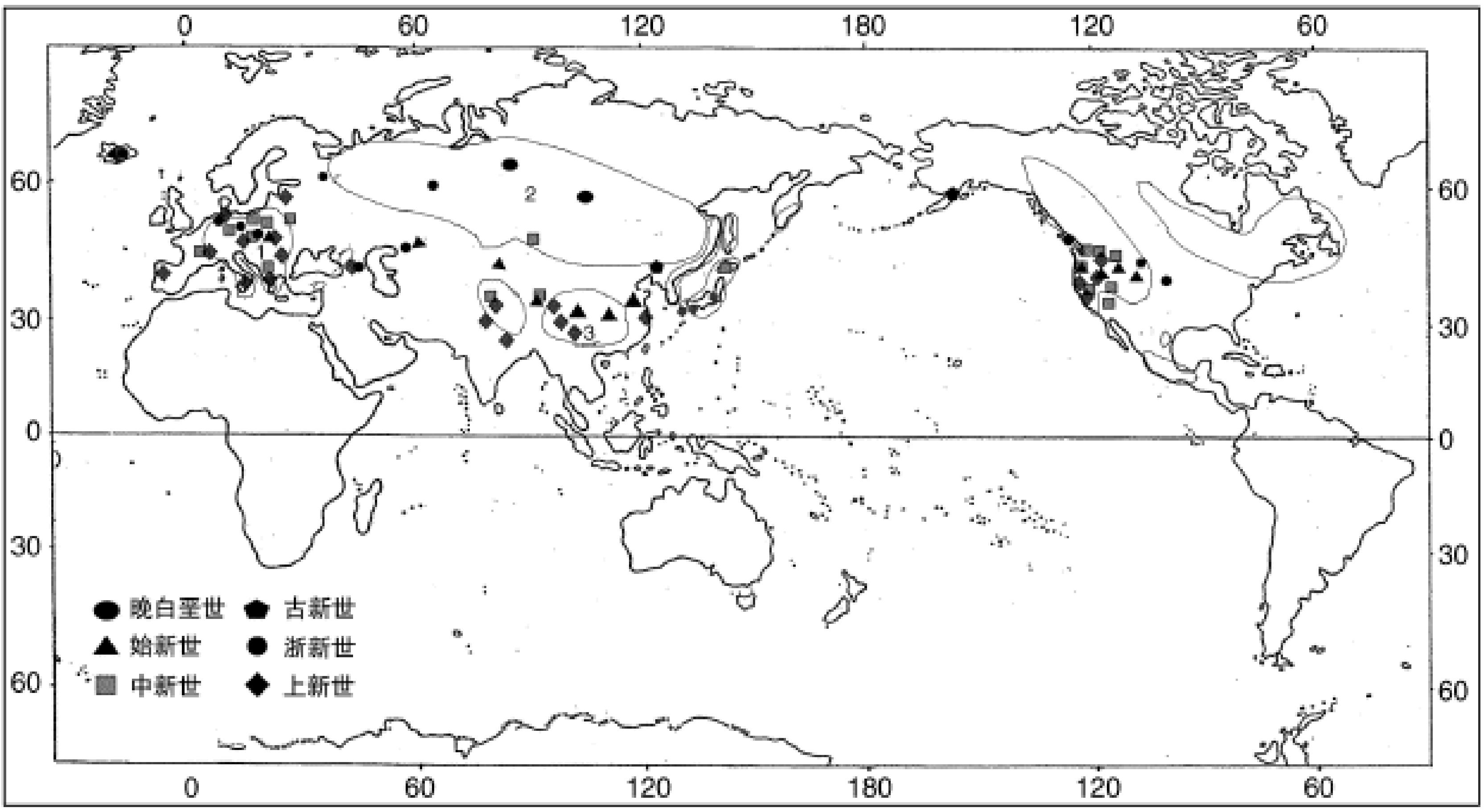

图 1　冷杉属的现代及地史分布

Fig. 1　The extant and geological distribution of the genus *Abies*

注：线条所示区域为现代分布范围　Note: the enclosed areas show the extant distributions of *Abies*

冷杉属植物的垂直分布范围很广，从海平面一直分布到 4 700 m 的高山（图 2）。但集中分布在两个海拔段：1 000～2 000 m（15 种）和 2 500～4 000 m（13 种）。鳞皮冷杉 *A. squamata* Masters 分布海拔可达 4 700 m，*A. balsemea*、*A. sachaliensis*（Fr. Schmidt）Masters、*A. amabilis* Douglas ex J. Forbes、*A. grandis*（D. Don）Lindley 分布于近海平面。从图 2 可知，由于冷杉植物性喜冷湿的生境要求，分布在高海拔的种类一般在中低纬度，分布在低海拔的种类在高纬度。

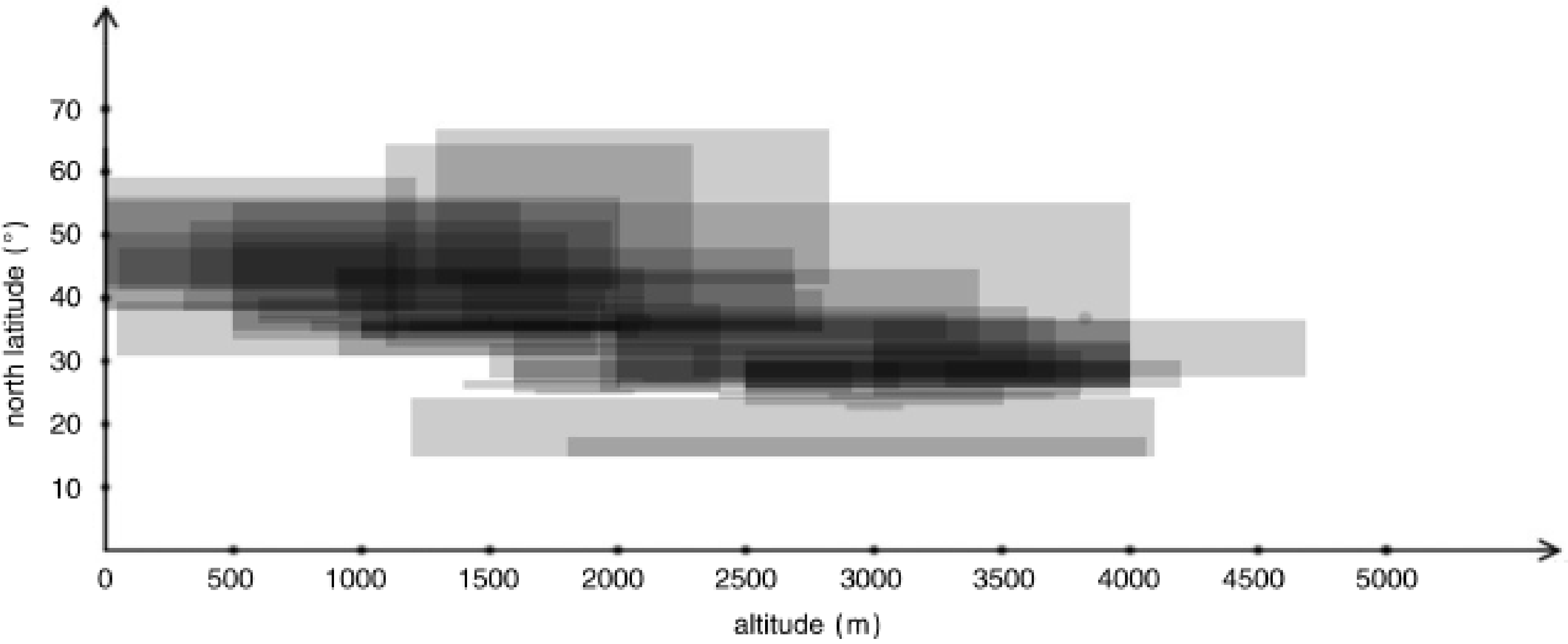

图 2　冷杉属的垂直分布与纬度的关系

Fig. 2　The relationship between vertical distribution and latitude of the genus *Abies*

注：重叠越多，颜色越深，表示该海拔段冷杉种类多　Note: the thicker it is, the more species there are

在欧亚大陆上，冷杉植物有三处明显的间断分布：一是以南欧山地为主的地中海、黑海地区，向南越过地中海至南岸的非洲北部（图1：1），同时这个地区也是冷杉属化石最丰富的分布区（图1）；二是广布于西伯利亚的北方针叶林群落，西起俄罗斯北部，东至西伯利亚东部、萨哈林、朝鲜、中国东北和日本的广大地区（图1：2）；三是沿喜马拉雅至中国的西南、华中及华南，其南界达云南西北部、中越边界（图1：3）。

在北美，本属分别沿大陆的东、西海岸线形成彼此间断的两大分布区，中间隔着大面积的内陆平原（图1）。在西部，北起阿拉斯加东南部，南至危地马拉西部和洪都拉斯；在东部，北起加拿大的阿尔伯塔北部，南达美国弗吉尼亚南部和西弗吉尼亚，东起大西洋沿岸的纽芬兰和加拿大的拉布拉多半岛，呈宽阔的带状向西分布至加拿大的阿尔伯塔东北部（Florin，1963；李楠，1993）。但也有连续分布的区域，向西从北纬64°育空地区南部的高山区到洪都拉斯北纬14°，向东从北纬58°拉布多（加拿大北部）南部到加利福尼亚北部和田纳西洲北纬35°（Florin，1963）（图1）。

表1 世界冷杉植物的区系地理分布

Table 1 Floristic areas of *Abies*

分布 Distribution	特有种/种数 Endemic/Species
1 泛北极植物区	
(1) 北方植物亚区	
环北方植物地区	1/6
大西洋北美植物地区	1/2
落基山植物地区	2/7
(2) 特梯斯植物亚区	
地中海植物地区	5/7
伊朗-吐兰植物地区	0/2
(3) 马德雷植物亚区	
马德雷植物地区	4/10
2 东亚植物区	
(1) 中国-日本森林植物亚区	2/10
(2) 中国-喜马拉雅森林植物亚区	4/18
(3) 青藏高原亚区	1/4
3 古热带植物区	
(1) 印度马来西亚植物亚区	
台湾北部地区	1/1
4 新热带植物区	
加勒比植物地区	1/3

注：1 数据来源：Liu，1971；Chowdhury，1974；Callen，1976；Bean，1976；Scoggan，1979；Moore，1982；Rushforth，1987；Stace，1991；Hunt，1993；Fu等，1999；傅立国等，2000；向巧萍，2000

2 区系划分参考：Takhtajian，1986；Wu and Wu，1996

1.2 冷杉在中国的分布

我国有冷杉属植物22种3变种，引入栽培1种，占冷杉属的44%，是世界上冷杉植物最丰富的国家（中国科学院中国植物志编辑委员会，1978；Fu等，1999），主要分布于中国的东北、华北、西北、西南及浙江、台湾各省区的高山地带（图3）。

表2 中国冷杉植物的区系地理分布

Table 2 Floristic area of *Abies* in China

分布 Distribution	特有种/种数 Endemic/Species
1 泛北极植物区	
(1) 北方植物亚区	
阿尔泰地区	0/1
(2) 古地中海植物亚区	
中亚西部地区	0/1
2 古热带植物区	
(1) 马来西亚植物亚区	
台湾地区	1/1
3 东亚植物区	
(1) 青藏高原亚区	
唐古拉地区	0/2
帕米尔、昆仑、西藏地区	1/2
(2) 中国-日本森林植物亚区	
东北地区	0/2
华北地区	0/2
华东地区	0/1
华中地区	1/3
滇、黔、桂地区	1/2
(3) 中国-喜马拉雅森林植物亚区	
云南高原地区	0/2
横断山地区	3/11
东喜马拉雅地区	1/5

注：1 数据来源：中国科学院中国植物志编辑委员会，1978；《四川植物志》编辑委员会，1983；《浙江植物志》编辑委员会，1986；中国科学院昆明植物研究所，1986；《山西植物志》编辑委员会，1992；《新疆植物志》编辑委员会，1992；贺士元等，1992；Fu等，1999；傅立国等，2000；向巧萍，2000

2 区系划分参考：Takhtajian，1986；Wu and Wu，1996

分布在我国最北的种是西伯利亚冷杉，最南的是台湾冷杉（*A. kawakamii* (Hayata) T.），最西的是察隅冷杉（*A. chayuensis* W. C. Cheng & L. K. Fu），最东的是杉松（*A. holophylla* Maximowicz）。冷杉在我国的海拔分布范围为300～4 700 m，分布海拔最高的是鳞皮冷杉（4 700 m），分布海拔最低的是臭冷杉（*A. neprolepsis*（Trautvetter ex Maximowicz）Maximowicz）和杉松。分布范围最大的是黄果冷杉（*A. ernestii* Rehder），其次是长苞冷杉（*A. georgei* Orr）和鳞皮冷杉，分布范围最小的是百山祖冷杉（*A. beshanzuensis* M. H. Wu）、

元宝山冷杉 (*A. yuanbanshanensis* Y. J. Lu & L. K. Fu)、**梵净山冷杉** (*A. fanjingshanensis* W. L. Huang) **和察隅冷杉。**

我国20**个省** (**自治区**) **都有冷杉植物分布**: (**按种类的多少排列**) **分别为四川** 10 **种，西藏** 7 **种，云南和甘肃各** 5 **种，湖北，河南、陕西、黑龙江、吉林、辽宁、广西各有** 2 **种，河北、青海、贵州、新疆、浙江、湖南、江西、山西和台湾各有** 1 **种。**

冷杉在我国呈一定的辐射替代分布状。集中分布在川西、滇西北和藏东南的横断山区；星散分布在西北山地、东北平原的东南部山地、华北部分地区；华东及中南地区有零星的分布；台湾仅一种，分布在台湾中央山脉的亚高山上 (**图**3)。

从冷杉植物在中国植物区的分布可以看出 (**表** 2)，**唐古拉地区、华北地区、华中地区和横断山地区共存巴山冷杉** (*A. fargesii* Franchet)，**东北地区和华北地区共存臭冷杉** (*A. nephrolepis*)，**帕米尔昆仑西藏地区和东喜马拉雅地区共存喜马拉雅冷杉** (*A. spectabilis* (D. Don) Spach)，**唐古拉地区和横断山地区有两种共有种鳞皮冷杉和巴山冷杉，云南高原地区和横断山地区也有两个共有种中甸冷杉** (*A. ferreana* Bordères & Gaussen)、**川滇冷杉** (*A. forrestii* C. C. Rogers)，**横断山地区和东喜马拉雅地区有** 3 **个共有种长苞冷杉** (*A. geogeri*)、**苍山冷杉** (*A. delavayi* Franchet)、**黄果冷杉** (*A. ernestii*)。**相邻的地区有着相似的成分，而且从东北到西南各植物区间共同种数增加，说明在演化过程中各植物区之间有着很大的联系，特别是横断山地区。**

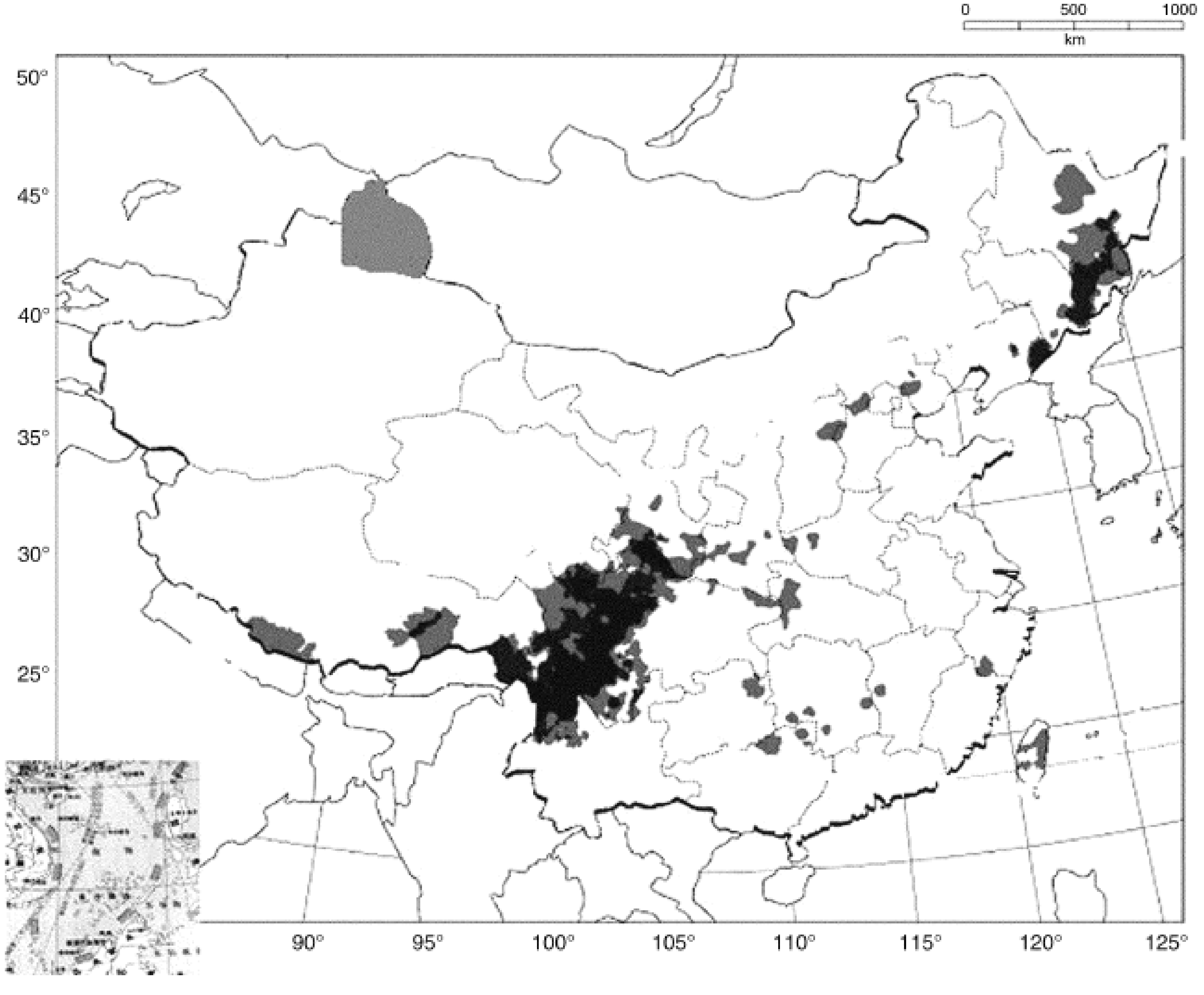

图3　**冷杉植物在中国的分布示意图**

Fig. 3　The distribution of *Abies* in China

注：重叠越多，颜色越深，表明该处冷杉种类分布越多　Note: the thicker it is, the more species distribute in the place

由于冷杉属植物的生长对环境条件有严格的要求以及第四纪冰川的影响，孑遗和特有现象表现十分突出。孑遗植物是指过去曾有广大的分布区，现在分布范围大大缩小，只有个别孤立的，或者是不连续、星散分布的几个小区的植物（王荷生，1992）。按照这个定义，冷杉属有 7 种孑遗植物，分别分布在中国、越南、美国和意大利。如分布在中国浙江省庆元县百山祖山南坡的百山祖冷杉（原变种），现仅存 3 棵天然母株，在 1987 年被世界保护联盟维护物种生存委员会（SSCI）划为世界最濒危的 12 种植物之一，属极危物种（Critically Endangered），被列为世界“十大濒危针叶树”之一，是我国一级保护植物（傅立国，1992；Xiang，2001）。冷杉属是中国《国家重点植物保护名录》（1999）中最丰富的属。除百山祖冷杉外，梵净山冷杉（*A. fanjingshanensis*）、元宝山冷杉（*A. yuanbaoshanensis*）、资源冷杉（*A. beshanzuensis* var. *ziyuanensis* L. K. Fu et Nan. Li）等分布十分狭窄且个体数目不多，也被列为国家一级保护植物，秦岭冷杉（*A. chinensis* Van Tieghcm）被列为国家二级保护植物。黄连山冷杉（*A. fansipanensis* Q. P. Xiang，L. K. Fu et Nan Li）是亚洲分布最北的种类，仅存在于越南北部黄连山，主峰海拔 2 900～3 100 m，报道的个体数目十分有限。分布在北美的 *A. fraseri*（Pursh）Poiret 为濒危种，间断分布于美国田纳西州东部、弗吉尼亚西南部、北克罗地亚西部的阿拉巴契山脉的较高海拔地段。

除孑遗植物外，还有更多的种类，他们的分布也较为局限，但是植株数量还相对要丰富得多，且为特有植物（表 3），如中国的长苞冷杉，在中国西南地区分布十分广泛，是群落的优势种。各国家地区特有种数分别为中国 16 种，美国 5 种，日本 4 种，墨西哥 4 种，朝鲜半岛、越南、意大利、希腊各有 1 种。

从冷杉植物的现代种类，特别是孑遗种和特有种的分布状况可以看出冷杉有两个重要的分化中心，即东亚和北美。东亚（包括中国、日本、朝鲜、越南）有 22 种特有冷杉植物，北美（美国和墨西哥）有 9 种特有冷杉植物，这些地区是冷杉分化、保存的重要地区。虽然在很多类群中多度中心和多样性中心是一致的，但在冷杉属中却不同，结合向巧萍（2000）最新的冷杉演化系统可知，东亚特有植物含 2 组 22 种，种类数量占绝对优势，是重要的多度中心，而马德雷地区含 4 组 10 种，是冷杉属的多样性中心。

表 3　冷杉植物在各国或地区的特有种

Table 3　The endemic species in the world

国家或地区 Country/Region	特有种 Endemic species	种数 No.
中国	*A. beshanzuensis**, *A. chayuensis*, *A. chensiensis**, *A. delavayi*, *A. ernestii*, *A. fabri*, *A. fanjingshanensis**, *A. fargesii*, *A. ferreana*, *A. forrestii*, *A. georgei*, *A. kawakamii*, *A. nukiangensis*, *A. recurvata*, *A. squamata*, *A. yuanbaoshanensis**	16
美国	*A. bifolia*, *A. bracteata*, *A. fraseri**, *A. magnifica*, *A. procera*	5
日本	*A. firma*, *A. homolepis*, *A. mariesii*, *A. veitchii*	4
墨西哥	*A. durangensis*, *A. hickelii*, *A. religiosa*, *A. vejarii*	4
越南	*A. fansipanensis**	1
意大利	*A. nebrodensis**	1
希腊	*A. cepholanica*	1
朝鲜半岛	*A. koreana*	1

注：* 示孑遗植物　Note：* shows relical species

2　化石历史

最早的冷杉化石报道于匈牙利中三叠纪地层（Dobruskina，1994），但这个纪录只有简单的记述，没有图片和详细的研究说明，因此这个冷杉的化石记录是不可靠的。黎文本（1984）报道了产于我国吉林蛟河早白垩世的与冷杉属有一定亲缘的冷杉粉属（*Abiespollenites*）的孢粉化石。冷杉属植物最早的花粉记录是在西西伯利亚的晚白垩纪地层（Krempt，1967）；而种鳞、带翅的种子、带叶的小枝的化石最早发现于阿拉斯加和美国内华达州东北部的始新世地层中（Liu，1971）（表 4，图 1）。

在北半球始新世以后的地层中发现了大量的化石，特别是在日本和北美。日本最早的冷杉大化石纪录发生在中新世（Liu，1971），在中新世和上新世地层中发现了很多大化石和孢粉化石，说明在那期间冷杉植物在日本有着广泛分布，且至第三纪晚期日本的冷杉已接近现代分布的种类。美国始新世到更新世的地层中有大量的孢粉记录，在中新世和上新世地层中则发现了许多大化石，说明在中、上新世时冷杉植物在北美十分繁盛。欧洲及其它地区在始新世到上新世期间也有分散的化石分布。

表4　冷杉属的化石记录

Table 4　Fossil records of *Abies*

地质年代 Geological time	学名 Scientific name	化石类型 Types of the Fossil	地点 Localities	文献来源 References
更新世	*A. fraseri* (Pursh) Poir. sec. Charlesw.	叶	波兰	Liu, 1971
	A. homolepis S. et Z. sec. Miki	种鳞、叶、木材	日本本州南部	Liu, 1971
	A. concolor (Gord. et Glend.) Lindl. ex Axelr. & Ting	花粉	美国内华达州、加利福尼亚州及临近地区	Liu, 1971
上新世	*Abies* spp.	花粉	中国西藏扎达盆地	Wang, 1992
	Abies spp.	花粉	安徽淮北	于振江和黄多成, 1993
	Abies spp.	花粉	河北黄骅	Li and Liang, 1981
	Abies spp.	花粉和种子	云南洱源三营	Tao and Kong, 1973
	A. firma S. et Z. sec. Miki	种鳞和叶	日本本州、四国州和九州	Liu, 1971
	A. longirostris Knowlt.	花粉和叶	美国科罗拉多州	Liu, 1971
	A. rigida Knowlt.	叶	美国科罗拉多州	Liu, 1971
	A. delavayi	花粉	云南昆明松华盆地	Li and Wu, 1978
中新世	*Abies* spp.	花粉	中国昆明松华盆地	Li and Wu, 1978
	Abies spp.	花粉	中国东北三江平原	刘牧灵, 1990
	Abies spp.	花粉	中国西藏南木林	Wang, 1992; 宋之琛和刘金陵, 1982
	A. protofirma	叶	日本长野市	Liu, 1971
	A. laticarpa	叶	美国内华达州北部	Axelrod, 1991
	A. aburaensis Tanai	种子	日本北海道西南部	Liu, 1971
	A. honshuensis Tanai	种鳞、带翅的种子	日本本州北部	Liu, 1971
	A. n-suzukii Tanai	球果、种鳞、带雄蕊的枝条	日本北海道西南部	Liu, 1971
	A. protofirma Tanai	种鳞	日本本州西部	Tanai and Suzuki, 1965; Liu, 1971
	A. alvordensis Axelr.	带翅的种子	美国俄亥俄州、爱得荷州	Liu, 1971
	A. chaneyi Mason	种鳞和种子	美国俄亥俄州	Liu, 1971
	A. concoloroides Brown	种鳞、种子、种翅、带叶的小枝	美国爱得荷州、内华达州和俄亥俄州	Axelrod, 1956; Becker, 1969; Liu, 1971
	A. sonomensis Axelr.	叶、种鳞、带翅的种子	美国爱得荷州，加利福尼亚	Liu, 1971
	A. toxirivus Chaney	种鳞、带翅的种子、叶	美国爱得荷州	Liu, 1971
	A. resiosa	花粉	德国勃兰登堡	Mai, 2001
渐新世	*Abies idahoensis*	叶	美国爱得荷州	Axelrod, 1998
	A. alvordensis	叶	美国蒙大纳州	Becker, 1969
	Abies spp.	花粉	美国俄亥俄州	Meyer and Manchester, 1997
	A. resinosa	小枝	德国	Mai, 1997
	A. hanegi	花粉	美国俄亥俄州	Lakhanpal, 1958
始新世	*Abies* spp.	花粉	中国陕西渭南	Kong *et al*, 1976
	A. sibiriciformis Zakl.	花粉	中国山东昌乐、莱芜、临朐	吴望始等, 1964
	Abies spp	花粉	欧洲大部分地区	Ferguson, 1967; Callen, 1976
	A. protofirma Zakl.	花粉	中亚阿拉尔盆地北部	Krempt, 1958
	A. cuprovallis Axelr	种鳞、带翅的种子、带叶的小枝	美国内华达州	Liu, 1971
	A. deweyensis Ting	花粉	美国爱达荷州	Liu, 1971
	A. concolipites Wodeh.	花粉	美国科罗拉多州	Liu, 1971; Kremp, 1957
	Abies spp	花粉	西欧、前苏联欧洲部分、乌拉尔	宋之琛等, 1964
	A. idahoensis	叶	美国爱得荷州	Axelrod, 1998
	Abies spp	花粉	中国山东莱芜	宋之琛等, 1964
	A. sibiriciformis Zakl.	花粉	俄罗斯鄂木斯克 Irtysh 盆地	Kremp, 1958
晚白垩世	*A. elegans* Sedova	花粉	俄罗斯维季姆斯科平原 zazi 河盆地	Krempt, 1967
	A. leptoderma	花粉	俄罗斯外贝尔加东部	Krempt, 1967
	A. grandis Bolkhovitina	花粉	哈萨克西部，乌拉尔南部山坡	Krempt, 1959

在中国，冷杉孢粉化石最早出现于始新世的陕西渭南地层，始新世以后在北京地区、浙江天目山、贵州盘县、秦岭以南及东南的广大平原和西南低地山区等地均发现有冷杉孢粉（Kong 等，1976；Kong and Tu，1984；Chen，1987；Ying，1989；李星学，1995）；在云南洱源还发现了冷杉种子化石（Tao and Kong，1973），这说明第三纪冷杉植物在中国有着远比现在更为广阔的分布范围。

冷杉植物的化石只在北半球出现，迄今尚未在南半球发现它的踪迹。冷杉的化石在晚白垩世的记录较少，目前还没有古新世的化石记录，这可能是由于研究的局限和一些地质历史原因造成的。始新世以后逐渐增多，而且所有的冷杉属化石均发现于该属现代分布区内或其边缘，表明它曾经的分布范围远比现在要广泛，由于某些地质变迁、环境变化和人为活动的影响，使得它的分布区逐渐缩小。

3 结果与讨论

3.1 冷杉属植物的起源和扩散

对于冷杉属植物的起源问题，许多学者都进行过讨论和推测（向巧萍，2000；Miller，1977；Florin，1963；李楠，1995）。

Florin (1963) 认为冷杉植物起源于晚白垩世或第三纪初北半球具有亚热带和暖温带气候的中纬度地区。向巧萍（2000）认为是起源于晚白垩世欧亚大陆的较高纬度地带。岑庆雅等(1996) 认为我国西南山区既是本属的现代分布中心，也可能是最早的分化中心，是冷杉的发源地。从系统演化的资料看，在松科中和冷杉属系统位置最接近的是油杉属 *Keteleeria*，较近缘的有金钱松属 *Pseudolarix*、雪松属 *Cedrus* 和铁杉属 *Tsuga*，他们共同组成了冷杉亚科（Li 等，1996），在晚侏罗世 - 早白垩世分化出金钱松 (LePage and Basinger，1995)，油杉属最早的化石记录为中国抚顺始新世地层的油杉果实化石（《中国新生代植物》编写组，1978；Zhou and Momohara，2005），且白垩世晚期已经有了可靠的化石纪录，因此，冷杉最有可能的起源时间不早于白垩世早期，也不晚于晚白垩世。松科最早的化石，都是发现于北半球高纬度地区，银杉属 *Cathaya* 已经被证明在白垩世起源于北半球高纬度地区，以后逐步向南迁移而形成现代分布格局（Liu and Basinger，2000；Zhou and Momohara，2005）。冷杉属和他们有十分类似的分布模式，最早的冷杉属的化石也是发现于北半球高纬度地区。我们认为冷杉属于中白垩世起源于北半球的中高纬度地区。

古新世和始新世时，图尔盖海峡和西西伯利亚海的存在，使得欧洲和亚洲分离，而在更新世之前，北美阿拉斯加和亚洲之间始终存在一条通道——古白令陆桥，且早白垩纪至第三纪初，欧洲大陆和北美通过诸多岛屿连在一起（Liu and Basinger，2000；LePage and Basinger，1995；Florin，1963；Kong 等，1976）。故认为冷杉植物起源后没有立即扩散到欧洲，而是通过古白令陆桥扩散到北美的高纬度地带，约于始新世自北美东部经由格陵兰、大西洋陆桥和冰岛到达欧洲大陆，并在那里繁衍。

早第三纪末晚第三纪初，全球气温开始大幅度下降，亚极地气候出现在高纬度地区，主要气候带的边界逐渐南移（Sun and Wang，2005；Florin，1963；Tao，1992），这时分布于欧亚和北美较高纬度的冷杉均向南迁移。在向南扩散的过程中，不断适应新环境，演化出不同的种类，在东亚和北美形成了两个分布分化中心。冷杉植物到达东亚的中、低纬度后沿古地中海沿岸向西扩散达到中亚和南欧山地。

日本原是亚洲大陆向东延伸的一部分（Momohara，2005；Kong 等，1976；Zeng，1994），冷杉植物起源后向东扩散的过程中，发展到了日本，后来由于海水入侵和地质变迁，日本群岛被孤立出来，与欧亚大陆的植物交流中断，冷杉在日本群岛上进一步分化，演化出 2 组 5 种。台湾冷杉是通过闽台陆桥扩散到台湾的（Zeng，1989），保存至今。

从冷杉的化石分布（图 1）和系统演化资料可以看出，冷杉植物在较高纬度的亚洲大陆起源以后，通过古白令路线、欧美路线和古地中海途径（李楠，1995）进行扩散。这与金钱松（LePage and Basinger，1995）、银杉（Liu and Basinger，2000）、水杉（杨洪和金建华，2000）的扩散途径有一定的相似性，虽然他们出现的时间和地区

不一致，而且金钱松和银杉出现的时间比冷杉要早一些。金钱松和银杉在晚白垩世时已广布于亚洲、北美高纬度地区，然后通过 DeGeer 途径(古新世和始新世时连结着北美和 Fennoscandia)和 Thulian 途径（古新世和始新世时连结着北美和格陵兰、冰岛及欧洲）两条途径于早第三纪扩散到欧洲（LePage and Basinger，1995；Liu and Basinger，2000），但是由于缺乏 DeGeer 途径的冷杉化石记录，因此作者认为冷杉植物最有可能是经 Thulian 途径约于古新世和始新世扩散到欧洲。

3.2　现代分布格局的形成

植物分布区的形成很大程度上受各地质时期的造山运动、海退和气候变化的影响。随着海底扩张等地质构造运动，格陵兰与欧洲、北美分离；始新世末大西洋陆桥的消失，以后白令陆桥消失使得亚洲和北美间的区系联系基本中断，从始新世开始，全球气候变冷（Sun and Wang，2005；LePage and Basinger，1995；Budantsev，1992；Tiffney，1985），使北半球中高纬度分布的北极-第三纪的成分逐步向南迁移，冷杉也在这个时候逐步向南迁移，此时越来越多的冷杉属的化石出现在中纬度地区，就是冷杉向南迁移的一个证据。第四纪时发生了大规模的冰川，气温周期性地下降和升高，即干冷的冰期和温暖的间冰期交替变更。大量的冰盖存在于格陵兰、斯匹次卑尔根、北极其他地区、欧洲、西伯利亚、北美，而亚洲大部分地区、阿拉斯加则处于无冰期（Florin，1963）。

在欧洲北部，当更新世冰川期的大陆冰盖形成时，因缺乏南北走向的山脉（Florin，1963；Kong 等，1976），冷杉在向南退却的过程中难于找到避难所而全部灭绝，只有东亚沿地中海扩散而来的冷杉植物在南欧山地保留下来，冰期后，冷杉植物向其他地区扩散，分化出一些比较进化的适应环境的类群，形成了现在欧洲冷杉的种类和分布格局。

北美大多为南北走向的山脉，冰期到来时冷杉沿南北走向的山脉自高纬度向低纬度迁移，自高海拔向低海拔迁移，间冰期时可以沿山脉向高纬度和高海拔恢复部分分布区，由于北美中部陆中海道的存在，和后来落基山脉的隆起使得海水退却后中部旱化，中间隔着一个狭条带的大草原（Florin，1963；Kong 等，1976；李楠，1993；向巧萍，2000），致使北美的冷杉分布区呈东西间断分布。

而亚洲大陆多为山地冰川，局部地区没有遭到冰川的侵袭，成为天然的“避难所”，一些种类即孑遗种残存在极为狭窄的区域。随着冰后期的到来，青藏高原的进一步隆升，气候条件发生了很大的变化（Kong 等，1976；Kuan，1981；中国科学院《中国自然地理》编辑委员会，1983；Shi 等，1999；Sun，2002），且冷杉植物喜冷湿生境，于是向高海拔地区发展，形成了众多较进化的高山区分布种类。

3.3　特有现象

特有种是指分布限于一定地区的植物种，根据它的系统发生和起源分为古特有种和新特有种，前者是指在系统发生上古老的原始的类群，而后者指系统发生上年轻的进步的类群（王荷生，1992）。

现存冷杉属植物仅分布在北半球温带地区，特有现象十分明显。其中东亚植物区和地中海植物区的特有种比例很高，分别为该区的92%和71%，在系统演化上均为较进化的类型，属新特有种；落基山地区和马德雷地区的特有种比例不高，仅为29%和40%，但兼具古特有和新特有种。

这说明该属植物在各植物区内经历了相对长的独立的发展时期，分化出适应该地气候环境的种类。东亚植物区特别是中国，冷杉呈现出从北到南的间断分布，东北的种类属比较古老的类群，西南地区的类群是比较进化的，这可能是由于一部分冷杉植物不能适应恶劣的冰期环境而灭绝，仅有部分找到避难所而存活下来。随着青藏高原的隆起，我国西南地区高山环境的形成（Fu 等，1980；中国科学院《中国自然地理》编辑委员会，1983；Xia and Wang，1987；Shi 等，1999；陶君容，2000；Sun，2002），出现了利于冷杉植物的生存、分化、演变的环境，冷杉在向西南扩张的过程中，不断适应新的环境从而演化出许多特有种类。

北美不仅保存了古特有种，还演化出了新的种类，这与北美南北走向的山脉、落基山脉的隆起有很大关系，冰期来临时，冷杉向南或低海拔迁移，间冰期恢复部分分布区，在这样的过程

中，加之山脉隆升带来的环境气候变化，使得冷杉植物不断演化发展以适应新的环境，从而形成了古、新特有种并存的局面。进一步研究这一地区的冷杉植物有利于探讨冷杉属植物的过去的分布状况、以后的演化方向和趋势，同时有助于研究古气候和古环境。

致谢 中国科学院南京地质古生物研究所冷琴提供冷杉化石的资料，西南林学院谢少银帮助绘图；第一作者和杨青松、刘孟奇进行过有益的讨论。

附录 冷杉属植物

Appendix the species of the genus *Abies*

学名 Scientific name	中文名 Chinese name	分布地区 Distribution	备注 Remark
A. alba Miller	欧洲冷杉	欧洲西部、中部和南部山区	
A. amabilis Douglas ex J. Forbes	太平洋冷杉	加拿大不列颠哥伦比亚省西部。美国阿拉斯加东南部、华盛顿西部、俄勒冈西部和加利福尼亚局部地区	
A. balsamea (Linnaeus) Miller	树脂冷杉	加拿大的阿尔伯塔、纽布鲁什维克、爱德华王子岛，魁北克、纽芬兰、安大略，美国的新英格兰州、纽约州、缅因州、康涅狄格州、宾西法尼亚州北部、密西根州、威士康星州、明尼苏达州、弗吉尼亚州，西弗吉尼亚州等	
A. beshanzuensis M. H. Wu	百山祖冷杉	浙江庆元县百山祖山南坡	变种资源冷杉 var. *ziyuanensis* 分布于广西资源县、湖南城步、新宁、双牌、炎陵县、江西井冈山
A. bifolia A. Murray	落基山冷杉	克罗拉多中部，新墨西哥的西南部和亚利桑那北部	
A. bracteata (D. Don) Poiteau	圣露西亚冷杉	加利福尼亚南部，蒙特雷县，圣露西睚山的西部温润的沟谷	
A. cepholanica Loudon	希腊冷杉	希腊巴尔干的高山地区、凯法尼亚岛和埃维亚岛	
A. chayuensis	察隅冷杉	西藏东南察隅	
A. chensiensis Van Tieghcm	秦岭冷杉	陕西、甘肃东南部、河南、湖北西部房县，四川城口般家湾	
A. cilicica (Antoine ex Kotschy) Carriere	奇里乞亚冷杉	土耳其、叙利亚和黎巴嫩北部	
A. concolor (Gordon et Glendinning) Hildebrand	白冷杉	美国亚利桑那州、加利福尼亚州、克罗拉多州、爱德华州、内华达州、新墨西哥州、俄勒冈州、犹他州，墨西哥的 Sonora	
A. delavayi Franchet	苍山冷杉	中国云南贡山、中甸、鹤庆、大理、宾川、云龙、剑川、碧江、腾冲等地，西藏墨脱	变种墨脱冷杉 var. *motuoensis* Cheng et L. K. Fu 产西藏墨脱、察隅
A. desa Griffith	锡金冷杉	喜马拉雅地区的尼泊尔东部到阿萨姆和中国西藏的亚东	
A. durangensis Martinez	杜兰戈冷杉	墨西哥的奇瓦瓦、杜兰戈、锡那罗亚、哈利斯科的极北端	变种科韦拉冷杉 var. *coahuilensis* (I. M. Johnston) Martinez 分布于墨西哥 Coahuala 的 Sierra Madera 局部地区
A. ernestii Rehder	黄果冷杉	中国甘肃东南部、四川西南部、青海班玛和西藏芒康	变种云南黄果冷杉 var. *salouenensis* (Bordères & Gaussen) W. C. Cheng & L. K. Fu 分布于云南德钦、丽江、维西、六库及澜沧江、怒江分水岭，四川九龙、木里、盐源、德昌、美姑等地，西藏察隅
A. fabri (Masters) Craib	冷杉	中国四川康定、泸定、理县、汶川、绵竹、安县、宝兴、天全、洪雅、峨嵋、峨边、马边、越西、石棉、雷波、金阳	

续附录

学名 Scientific name	中文名 Chinese name	分布地区 Distribution	备注 Remark
A. fanjingshanensis W. L. Huang, Y. L. Tu et L. K. Fu	梵净山冷杉	中国贵州省东北部江、印江、松桃三县交界处的梵净山的烂茶顶一带	
A. fansipanensis Q. P. Xiang, L. K. Fu et Nan Li	越南冷杉	越南南部的黄连山的主峰	
A. fargesii Franchet	巴山冷杉	中国甘肃、陕西，四川若尔盖、松潘、南江、城口、巫溪等，米仓山和大巴山一带山区，河南，湖北巴东、兴山等县	变种岷江冷杉 var. *faxoniana* (Rehder et Wilson) 分布于中国四川平武、汶川、理县、康定、二郎山、黑水、大金、小金、松潘、马尔康、雅砻江、若尔盖、茂汶、道孚，甘肃的舟曲、迭部
A. ferreana Bordères & Gaussen	中甸冷杉	中国四川木里和云南西北部	
A. firma Siebold et. Zuccarini	日本冷杉	日本本岛中南部，四国岛，九州岛和屋久岛	
A. forrestii C. C. Rogers	川滇冷杉	中国的云南德钦、维西、贡山、中甸、丽江、禄劝等地，四川甘孜南部及凉山高山地区、九龙、木里、甘洛、越西、德昌、金阳等地和西藏东部林芝	
A. fraseri (Pursh) Poiret	南树脂冷杉	北美东部阿巴拉契山脉南部的较高海拔	
A. georgei Orr	长苞冷杉	四川康定、九龙、稻城、乡城、得荣、冕宁、德昌、盐边、盐源、木里等地，云南中甸、维西、丽江、兰坪、禄劝，西藏东南部察隅	变种急尖长苞冷杉 var. *smithii* (Viguié & Gaussen) W. C. Cheng & L. K. Fu 产于云南德钦、维西、贡山、中甸、丽江、鹤庆、云龙等地，西藏密林、波密、察隅
A. grandis (D. Don) Lindley	大冷杉	加拿大的大不列颠哥伦比亚省，美国的加利福尼亚州、爱德华州、蒙塔那州、俄勒冈州、华盛顿州	
A. guatemalensis Rehder	危地马拉冷杉	墨西哥南部的格雷罗、哈利斯科、瓦哈卡和恰帕北部，危地马拉和洪都拉斯西部	
A. hickelii Flous et Gaussen	海克尔冷杉	墨西哥的格雷罗、瓦哈卡和恰帕，韦拉克鲁斯	
A. holophylla Maximowicz	杉松	自南朝鲜汉城北部的山脉延伸到西伯利亚东北部，海参威北部的山脉，南朝鲜的济舟岛有分布，中国辽宁、黑龙江	
A. homolepis Siebold et Zuccarini	日光冷杉	日本本岛，四国岛和九州岛南部	
A. kawakamii (Hayata) T. Ito	台湾冷杉	台湾中部的高山地区	
A. koreana Wilson	朝鲜冷杉	朝鲜半岛南部的汗拿山、济舟岛和智异山	
A. lasiocarpa (Hooker) Nuttall	高山冷杉	加拿大的大不列颠哥伦比亚，育空地区；美国的阿拉斯加、加利福尼亚、俄勒冈和华盛顿	
A. lowiana (Gordon) A. Murray		美国俄勒冈州南部和加利福尼亚州太平洋沿岸山地，墨西哥 Chihuahua 的 Madera	
A. magnifica Andr. Muray	加州冷杉	俄勒冈南部和加利福尼亚北部	变种沙斯特冷杉 var. *shastensis* Lemmon 分布于美国加利福尼亚、内华达州、俄勒冈州
A. mariesii Masters	梅里森冷杉	日本本岛中部和北部的高山	
A. nebrodensis (Lojacono) Mattei	西西里冷杉	意大利西西里岛北部的内布罗迪山的 1 500 m 处的一个小村庄附近的山坡上	
A. nephrolepis (Trautvtter ex Maximovicz) Maximovicz	臭冷杉	西伯利亚东南部的结雅河至锡霍特山脉；中国吉林、黑龙江、河北兴隆县雾灵山和小五台山、山西五台山，繁峙县宽滩镇二茄兰及恒山等地，北京东灵山，朝鲜半岛	
A. nordmanniana	高加索冷杉	高加索西部，黑海的南部或东南海岸	亚种阿波罗冷杉 ssp. *equi-trojani* (Boissier) Coode et Cullen 分布于土耳其西部和希腊
A. nukiangensis Cheng et L. K. Fu	怒江冷杉	云南贡山、维西、大理及澜沧江、怒江流域	

续附录

学名 Scientific name	中文名 Chinese name	分布地区 Distribution	备注 Remark
A. numidica De Lannoy ex Carriere	阿尔及利亚冷杉	阿尔及利亚和卡比利亚	
A. pindrow (Royle ex D. Don) Royle	印度冷杉	喜马拉雅地区的阿富汗东部和尼泊尔西部、印度和巴基斯坦	
A. pinsapo Boissier	西班牙冷杉	西班牙南部的高山地带	变种摩洛哥冷杉 var. *marocana* (Trabut) Ceballos et Bolanos 分布在摩洛哥和南部山区
A. procera Rehder	高贵冷杉	美国华盛顿西部和俄勒冈西南部，华盛顿地、东南部也有零星分布	
A. recurvata Masters	紫果冷杉	中国甘肃迭部、舟曲、文县，四川南坪、松潘、茂汶、理县、马尔康、金川等地	
A. religiosa (H. B. Kunth) Schlechtendal et Chamisso	神圣冷杉	自米却肯中部到韦拉克鲁斯，也分布于新里昂南部、瓦哈卡和危地马拉西部的哈利斯科到南部的格雷罗、锡那罗亚，圣露易斯波托西，塔毛利帕斯西部，奇瓦瓦南部	
A. sachalinensis (Fr. Schmidt) Masters	萨哈林冷杉	萨哈林岛，库页岛南部，勘察加和日本北海道地区	变种梅耶冷杉 var. *mayriana* Miyabe et Kudo 分布于北海道和萨哈林岛的最南端
A. sibirica Ledebour	西伯利亚冷杉	俄罗斯北部和东部，西伯利亚，阿勒泰山脉和哈萨克斯坦，蒙古北部，中国阿勒泰、布尔津、哈巴河山地	变种西天山冷杉 var. *semenovii* (B. A. Fedtschenko) T. S. Liu 分布在吉尔吉斯斯坦境内的西天山
A. spectabilis (D. Don) Spach	喜马拉雅冷杉	喜马拉雅地区	
A. squamata Masters	鳞皮冷杉	四川甘孜、阿坝西部、雅砻江和金沙江中游，青海西部和西藏东部芒康	
A. veitchii Lindley	维奇冷杉	日本本岛的高山地带	变种四国冷杉 var. *sikokiana* (Nakai) Kusaka 分布在日本四国岛
A. vejarii Martinez	哈亚冷杉	墨西哥的科阿韦拉东南部到新莱昂和塔毛利帕斯西部	变种 var. *mexicana* (Martinez) T. S. Liu 分布在墨西哥的科阿韦拉东南部到新莱昂
A. yuanbaoshanensis Y. J. Lu et L. K. Fu	元宝山冷杉	中国广西融水县元宝山	

〔参考文献〕

于振江，黄多成，1993．淮北平原上第三系划分和孢粉序列 [J]．地层学杂志，**17** (3)：202—209

《山西植物志》编辑委员会，1992．山西植物志 第一卷 [M]．合肥：中国科学技术出版社，147—149

孔昭宸，杜乃秋，1984．三江平原末次冰期的植物化石和孢粉组合 [J]．地理科学，**4** (1)：76—80

王荷生编著，1992．植物区系地理 [M]．北京：科学出版社

中国科学院中国植物志编辑委员会，1978．中国植物志 第七卷 [M]．北京：科学出版社，59—94

中国科学院《中国自然地理》编辑委员会，1983．中国自然地理—植物地理（上册）[M]．北京：科学出版社

中国科学院昆明植物研究所编著，1986．云南植物志 第四卷 [M]．北京：科学出版社，21—29

《中国中新生代植物》编写组，1978．中国植物化石（第三册）：中国新生代植物 [M]．北京：科学出版社

《四川植物志》编辑委员会，1983．四川植物志 第二卷 [M]．成都：四川人民出版社，27—48

刘牧灵，1990．东北地区晚白垩纪 - 第三纪孢粉组合序列 [J]．地层学杂志，**14** (4)：277—285

向巧萍，2000．冷杉属的系统学研究（博士论文）[D]．北京：中国科学院植物研究所

李楠，1993．松科地理学研究（博士论文）[D]．南京：南京林业大学

李星学（主编），1995．中国地质时期植物群 [M]．广州：广东科技出版社

宋之琛，刘金陵，1982．西藏南木林第三纪孢粉组合 [A]．见：中国科学院青藏高原综合科学考察队编《西藏古生物》[M]．北京：科学出版社，153—164

宋之琛，曹流，李曼英，1964．山东第三纪孢粉组合 [A]．见吴望始，李佩娟，宋之琛等编，中国科学院《地质古生物研究所集刊》第3号 [C]．北京：科学出版社，179—290

吴望始，李佩娟，宋之琛等编，1964．中国科学院《地质古生物研究所集刊》第3号 [C]．北京：科学出版社

国家林业部、农业部，1999．国家重点保护野生植物名录（第

一批）[R]

贺士元，邢其华，尹祖棠编，1992．北京植物志 上册 [M]．北京：北京出版社，51—52

《浙江植物志》编辑委员会，1986．浙江植物志 第一卷：蕨类植物及裸子植物 [M]．杭州：浙江科学技术出版社，344—346

陶君容主编，2000．中国白垩世至新生代植物区系发展演变 [M]．北京：科学出版社

傅立国，1992．中国植物红皮书 [M]．北京：科学出版社，50—62

傅立国，陈潭清，郎楷永等，2000．中国高等植物 [M]．青岛：青岛出版社，19—29

《湖南植物志》编辑委员会，2000．湖南植物志 第二卷 [M]．长沙：湖南科学技术出版社，10—11

《新疆植物志》编辑委员会，1992．新疆植物志 第一卷 [M]．乌鲁木齐：新疆科技卫生出版社，54

黎文本，1984．吉林蛟河早白垩世孢粉组合 [A]．见：中国科学院《地质古生物研究所集刊》第19号 [C]．北京：科学出版社，67—142

Axelrod DI，1956．Mio-Pliocene flora from West-central Nevada [J]．*University of California Publications in Geological Sciences*，**33**：1—321

Axelrod DI，1991．The early Miocene Buffalo Canyon flora of western Nevada [J]．*University of California Publications in Geological Sciences*，**135**：1—76

Axelrod DI，1998．The Oligocene Haynes Creek flora of eastern Idaho [J]．*University of California Publications in Geological Sciences*，**143**：1—99

Bean WJ，1976．Trees & Shrubs Hardy in the British Isles [M]．Great Britain：The Royal Horticultural Society，143—169

Becker HF，1969．Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana [J]．*Palaeontographica Abteilung B*，**127**：1—142

Budantsev LY，1992．Early stages of formation and dispersal of the temperate flora in the boreal region [J]．*Bot Rev*，**58** (1)：1—48

Callen G，1976．Les Coniferes cultivés en Europe vol I [A]．In：Balière (ed.) Collection des techniques horticoles spécialisées [C]．France，56—130

Cen QY (岑庆雅)，Miao RH (缪汝槐)，Liao WB (廖文波)，1996．The study of subfamily Abietoideae (Pinaceae) flora from China [J]．*Suppl J Sun Yatsen Univ* (中山大学学报论丛)，**2**：87—92

Chen XQ (陈西庆)，1987．The study of two different types of dark conifer forests at present and in the late glacial period and the significance [J]．*Sci Geograph Sin* (地理科学)，**7** (3)：223—230

Chowdhury KA，1974．Abies & Picea Morphological Studies [M]．Dslhi：Delhi Printer，India，1—4

Dallimore W，Jackson AB，1966．A Handbook of the Coniferae and Ginkgoaceae，4th Edition (revised by Harrison SG) [M]．New York：St．Martin's Press，45—90

Dobruskina IA，1994．Trissic Floras of Eurasia [A]．In：Zapfe H ed.，Osterreichische Akademie der Wissenschaften Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen [M]．New York：Springer-Verlag，**10**：1—422

Farjon A，1998．World Checklist and Bibliography of Conifers [M]．Kew：The Royal Botanic Gardens，103—130

Farjon A，Rushforth KD，1989．A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) [J]．*Notes RBG*，**46** (1)：59—79

Ferguson SK，1967．On the phytogeography of Coniferales in the European Cenozoic [J]．*Paleogeogr Paleclim Palaaeoecol*，**3** (1)：73—110

Florin R，1963．The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space [J]．*Acta Horti Berg*，122—311

Fu LK (傅立国)，Lu YJ (吕庸浚)，Mo LX (莫新礼)，1980．The Genus *Abies* discoverd for the first time in Guangxi and Hunan [J]．*Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，**18** (2)：205—210

Fu LK，Li N，Thomas SE，1999．*Abies* [A]．In：Li AL ed．Flora of China vol.4 [M]．Missoouri：Missouri Botanical Garden，44—52

Hunt SR，1993．*Abies* [A]．In Flora of North America Editorial Committee (ed.) Flora of North America vol2 [M]．New York：Oxford University Press，354—362

Kuan CT (管中天)，1981．Fundamental features of the distribution of coniferae in Sichuan [J]．*Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，**19** (4)：393—407

Kong ZC (孔昭宸)，Tu NC (杜乃秋)，1984．The macrofossil plants and pollen assemblages on the last glacial in Sanjiang plain [J]．*Sci Geograph Sin* (地理科学)，**4** (1)：76—80

Kong ZC (孔昭宸)，Tu NC (杜乃秋)，Shi YC (席以珍)，*et al*，1976．Vegetational and climatic changes in Peking during the past one hundred million years [J]．*Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，**14** (1)：78—89

Kremp GOW，1957．Catalog of Fossil Spores and Pollen vol.1 [M]．Penn：The Pennsylvania State University，63—34

Kremp GOW，1958．Catalog of Fossil Spores and Pollen vol.4 [M]．Penn：The Pennsylvania State University，114

Kremp GOW，1959．Catalog of Fossil Spores and Pollen vol.8 [M]．Penn：The Pennsylvania State University，112

Kremp GOW，1967．Catalog of Fossil Spores and Pollen vol.26 [M]．Penn：The Pennsylvania State University，115

Lakhanpal RN，1958．The Rujada Flora of west central Oregon [J]．*University of California Publications in Geological Sciences*，**35** (1)：1—66

Lakhanpal RN，Maheshwari HK，Awasthi N，1976．Catalogue of Indian Fossil Plants [M]．Lucknow：Prem Printing Press

Landry P，1984．Synopsis du genre *Abies* [J]．*Bull Soc Bot Fr* 131，*letters bot*，**3**：223—229

LePage BA，Basinger JF，1995．Evolutionary history of the genu Pseudolarix [J]．*Int J Plant Sci*，**156**：910—950

Li N (李楠)，1995．Studies on the geography distribution，origin and dispersal of the Family Pinaceae Lindl．[J]．*Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，**33** (2)：105—130

Li N (李楠)，Fu LK (傅立国)，Zhu ZK (朱德政)，1996．Studies

on systematic of the family Pinaceae Lindl. (I) [J]. *Bull Bot Res*, **16** (1): 32—45

Li WY (李文漪), Liang YL (梁玉莲), 1981. The Pliocene Sporo-pollen assemblage of Huanghua in Hebei plain and its significance in palaeobotany and palaeogeography [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **23** (6): 478—486

Li WY (李文漪), Wu HF (吴细芳), 1978. A palynological investigation on the Late Tertiary and Early Quarternary and its significance in the palaeogeographical study in central Yunnan [J]. *Acta Geograph Sin* (地理学报), **33** (2): 142—155

Liu YS, Basinger J, 2000. Fossil Cathaya (Pinaceae) pollen from the Canadian high Arctic [J]. *Int J Plant Sci*, **161** (5): 829—847

Liu TS, 1971. A Monography of the Genus *Abies* [M]. Department of Forestory College of Agriculture National Taiwan University, Taipei, Taiwan, China

Mai DH, 1997. Die oberoligozanen floren am Nordrand der Sachsischen Laustiz [J]. *Palaeontographica Abteilung B*, **244** (1-6): 1—124

Mai DH, 2001. Die mittelmiozaenen und obermiozaenen floren aus der Meurorer und Raunoer Folge in der Lausitz. Ⅲ [J]. *Fundstellen und Palaeobiologie Palaeontographica Abteilung B*, **258**: 1—85

Meyer HW, Manchester SR, 1997. The oligocene bridge Creek flora of the Lohn Day Formation, Oregon [J]. *University of Califonia Publicationa in Geological Science*, **141**: 1—195

Miller CN, 1977. Mesozoic Conifes [J]. *Bot Rev*, **43**: 217—280

Momohara A, 2005. Paleoecology and history of *Metasequoia* in Japan, with feference to its extinction and survival in East Asia [A]. In: LePage, Christopher and Yang (ed), The Geobiology and Ecology of Metasequoia [C]. Springer, Netherlands, 115—136

Moore DM, 1982. Flora Europaea-checklist and Chromosome Index [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 45

Ouden, Boom, 1978. Manual of Cultiivated Conifers [M]. London: Photomechanical Reprint

Packer GJ, 1985. Flora of Alberta [M]. Tornoto: University of Tornoto Press, 46—47

Robertson EB, 2002. Palynology of the Aquidludes of fossil Gulch, Hagerman fossils beds national monument, Hangerman, Idaho [J]. *Park Paleon*, **6** (1): 2

Rushforth K, 1987. Conifers [M]. New York: Oxford, 71—87

Scoggan HJ, 1979. The flora of Canada. part 2: Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae [M]. Canada: National museums of Canada, 178—179

Shi YA (施雅风), Li JJ (李吉均), Li BY (李炳元), *et al*, 1999. Uplift of the Qinghai-xizang (Tibetan) plateau and east Asia environmental change during late Cenozoic [J]. *Acta Geograph Sin* (地理学报), **54** (1): 10—21

Stace C, 1991. New Flora of the British Isles [M]. Cambridge: Cambridge University Pres, 48—49

Sun H (孙航), 2002. Evolution of Arctic-Tertiary flora in Himalayan-Hengduan Mountains [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (6): 671—688

Sun XJ, Wang PX, 2005. How old is the Asian monsoon system? —Palaeobotanical records from China [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, **222**: 181—222

Tanai T, Suzzuki N, 1965. Late Tertiary flora from Northeastern Hokkaido, Japan [J]. *Palaeon Soc Jap*, *special paper*, **10**: 1—117

Takhtajian, 1986. Floristic Regions of the World [M]. Berkeley: University of California Press

Tao JR (陶君容), 1992. The Tertiary vegetation and flora and floristic regions in China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **30** (1): 25—43

Tao JR (陶君容), Kong ZC (孔昭宸), 1973. The fossil florule and sporo-pollen assemblage of the Shang-In coal series of Erhyuan, Yunana [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **15** (1): 120—126

Tiffney BH, 1985. The Eocene north Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere [J]. *J Arn Arb*, **66**: 243—273

Velichkevich FY, Mamakowa K, 2003. Revision of plant macrofossils from the Mazovian interglacial locality Nowiny Zukowskie (SE Poland) [J]. *Acta Palaeobot*, **43** (1): 61—76

Wang WM (王伟铭), 1992. Palynofloristic changes in the Neogene of south China [J]. *Acta Micropalaeontolog Sin* (微体古生物学报), **9** (1): 81—95

Wu ZY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **Suppl IV**: 1—139

Wu ZY, Wu SG, 1996. A proposal for a new floristic kingdom (realm)-The E. Asiatic kingdom, its delineation and characteristics [A]. In: Zhang AL, Wu SG, Raven PH, *et al*, 1998. Floristic chacracteristic and diversity of east Asian plants [C]. Beijing: China Higher Education Press, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 40—43

Xia YM (夏玉梅), Wang PF (汪佩芳), 1987. The paleobotany and paleoclimate in the songer plain: a study on the late Tertiary-Pleiotocene spore pollen assemble [J]. *Acta Geograph Sin* (地理学报), **42** (2): 165—178

Ying TS (应俊生), 1989. Areography of the gymnosperms of China (Ⅰ)-Distribution of the Pinaceae of China [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **27** (1): 27—38

Xiang QP (向巧萍), 2001. A preliminary sursey on the distribution of rare and endangered plants of *Abies* in China [J]. *Guihaia* (广西植物), **21** (2): 113—117

Zeng WB (曾文彬), 1994. The passage-way of the flora migration on both sides of the Taiwan strait in Pleistocene Epoch [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **16** (2): 107—110

Zeng WB (曾文彬), 1989. Plate tectonics on the relation between the flora of the southern China and the north America [J]. *J Xiamen Univ* (Nature science) (厦门大学学报自然科学版), **23** (4): 410—41

Zhou ZK (周浙昆), Momohara A, 2005. Fossil history of some endemic seed plants of east Asia and its phytogeographical significance [J]. *Acta Bot Yannan* (云南植物研究), **27** (5): 449—470